日本産蝶類にあらわれた Homoeosis の数例

林

慶1)

On several homoeotic Aberrations and a similar Example found in Japanese Butterflies and some Considerations of the Origin of the Phenomenon

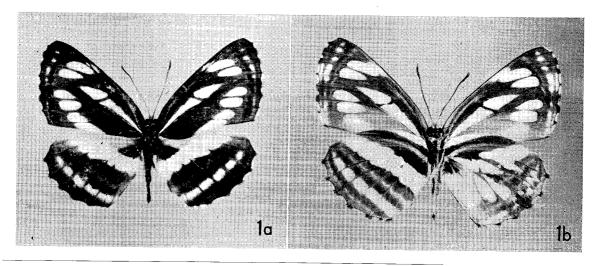
By Kei Hayashi¹⁾

蝶に見られる種々の異常標本のうちに、homoeosis あるいは homoeotic aberration と呼ばれるものがある。他の昆虫類ではこの現象を生ずる誘因、またそれに基いて表現される異常形質の種類にも、いろいろの場合が知られる。この点については蝶の場合と比較して、のちにふれてみることとする。従来蝶について記されたところでは前翅の斑紋が後翅にあらわれ、あるいはその逆に、後翅の斑紋が前翅に再現したものをこの名で呼ぶようである。国外の図説書では図示標本の説明にあたり、一般の異常型名などと同格に取り扱って、種名のあとにただ homoeosis と連記してあるものを見る。これで外観上の説明としては通用するものらしい。

わが国ではまだこのような標本の記録を見ないので、たまたま手もとに集まった数例をここに記載しておきたいと思う。これらは「異常型」の名で誌上に多く発表されるものとは起因をことにし、胚発生の時代にまでさかのぼってその源を考えねばならぬ一種の奇形であると思う。奇形標本は、それ自体を生じた機構を追究する興味からも、また正常な個体の器官形成の経路を知る手がかりとしても、貴重な資料を供するものといわれる。ここに掲げる各個体もまたそれにあたり、異常を示す部分にはそれぞれに面白い点があって示唆にとんでいる。

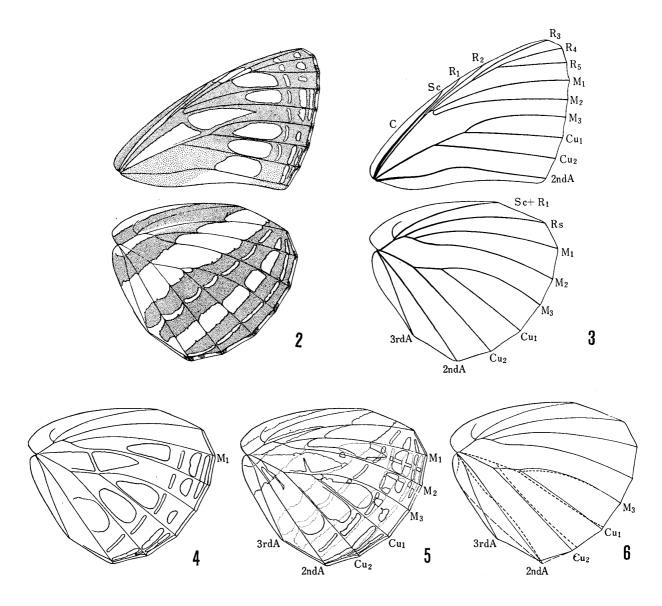
1 コミスジ Neptis aceris intermedia FRYER (Figs. 1-6)

翅表からは異常のあることに気付きがたい。裏面を見ると、4 翅のうち左後翅にだけ著るしい斑紋の乱れのあるのを奇異に感ずる。しばらく見ていると、後翅のもっとも巾広い白帯の中央を分断している中室の白条が前翅のものと同様に剣形であることに気付く。次に著しいのは、内縁に近い部分の翅の地色が茶褐色でなく、前翅と同じく銀灰色を呈することである。前翅の斑紋が後翅に再現されたものであると気付けば、あとは細かく比較してみればよい。



1) 東京都板橋区南町23

23, Minami-chō, Itabashi-ku, Tokyo.



外縁に近い小白紋列と前翅後半の白紋群には輪廓の不分明なものがあるので、各紋の形を多少模式的に定めて図示したのが第2図である。前後翅の翅脈の、従って翅室の相同性についてはすでによく知られるところで、第3図にこれを示す。 M_1 脈より前方では翅脈・翅室ともに両翅の間に1対1の対応はない。第2図の前翅の M_1 脈より後方にある斑紋を、第3図の示すところに従って、後翅の対応する各室に配置してみたのが第4図である。これだけですでに異常翅にあらわれた奇妙な斑紋の意味を知ることができる。後翅にある本来の斑紋と第4図の斑紋とを重複させて1つの翅面に描いてみると第5図になる。前後翅の斑紋はともに点線で示してある。局所的に両要素のいずれか一方を選択することによって、異常翅にあらわれた斑紋のほとんどすべてを細部まで現わすことができる。第5図のうち点線を実線に置き換えて示した斑紋がこれである。

内縁から M_3 脈に至るまではおもに前翅の斑紋を現わし, M_3 室には本来の後翅の斑紋もわずかに残る・中室はおもに前翅の斑紋を示し,外方の M_2 室では後翅の要素も多い。 M_1 室では後翅の斑紋がまさり,前翅の要素は少い。 M_1 脈より前方には全く前翅の要素を認めない。 前後翅の斑紋が交錯する形式を類別してみると次のようになる。

- a) 後翅の後半では前翅の斑紋の現われ方は連続的である.
- b) 基本となる後翅の斑紋のうちに、前翅の要素がやや多く混入する場合は、一定の巾を保って縦条を作りやすい、 $M_1 \cdot M_2$ 両室ともに、室の中央に前翅の要素が帯状に流れ、その巾が M_1 室では狭く、 M_2 室では広い、外縁に近く門形の白紋がくり返し現われているのはこのためである。
- c) 前後翅の何れか一方の斑紋が大きな面積を占め、他方の要素がそのうちに小さく抱含される場合は少い. M_2 脈上にある小白紋がこの少い例の一つで、後翅の巾広い白帯の一小部分が、前翅の要素である茶褐色の地色のうちに残ったものと解される.
- d) 小部分について検すれば、前後翅の両白紋をともに消失していることもあり、いずれの要素でもない斑紋を生じ、あるいは斑紋のずれを見出すこともある。 M_3 室の大形の白紋はおもに前翅の要素であり、室底の小白紋は後翅に存する本来の形を保っており、両者を接続する白色部は形の上からでは前後翅いずれのものでもない。この部分では前側に不規則な切れ込みがある。 Cu_2 室の底部には後翅の要素である茶褐色の地色がわずかに残っていて、この一部は細線状に銀灰色の前翅の地色のなかに突出している。正しく後翅の要素が現われるならば、この位置は白帯によって占められるべきところである。前後翅の両斑紋が接合する近傍に両要素のいずれにも属しない斑紋を生ずるのは、異質のものを結合させる場合にみられる癒着の現象を思わせる。
- e) 後翅のもっとも巾広い白帯の外側にある細い白紋列は、前翅の白紋がこれに近接し、あるいはこれを横切るところで、消失しあるいは本来の位置からずれているものが多い。この点は図には描きがたく、写真によく認められる。

翅面が前翅の斑紋で大きく占められる部分では、翅脈と翅形もまた前翅の形状に近づく傾向を示す。第6図に破線でこれを示す。 $Cu_1 \cdot Cu_2$ 脈の各起点と翅の基部との3点は、前翅では1直線上にあるが、後翅では一直線上にはない。異常翅ではこの部分がよく前翅の形態に似る。2ndA 脈は前翅では大きく彎曲し、後翅では直線状を呈し、異常翅では前翅のものに似て~形に彎曲する。 もっとも著しい点は 3rdA 脈を欠くことにある。内縁は翅底の近傍では本来の後翅の形を示して丸く張り出しているが、やがて直線状に変ってまっ直ぐに 2ndA脈端に向う。2ndA 脈より内縁側で斑紋はおもに前翅のものを現わしているが、翅底部には後翅の要素である茶褐色の地色が三角形に残されている。この後翅の要素を示す部分とそれに近接する周縁部では,瓦状の鱗粉の配列は著るしく乱れ,一部では翅面からほとんど直立している鱗粉もある。この部分には第6図に示したようなノ字形の強い皺がある。鱗粉の着生が特に集密であるために、透視してもその実体が明らかではないが、鱗粉を除いてみれば弱い翅脈構造が認められそうである。 もしあればそれは 3rdA 脈の退化したものと見ることができるようで、第6図に見るごとく、その形がアゲハ類のものとよく一致する点で興味深い。内縁の縁毛はそれぞれの斑紋に相応して、翅底部では後翅の本来のものと同様に長く、それより外方では短い。翅形・翅脈の変化を第5図にも加味すれば、図の実線で示した斑紋はなおいっそう写真のものに近づく。

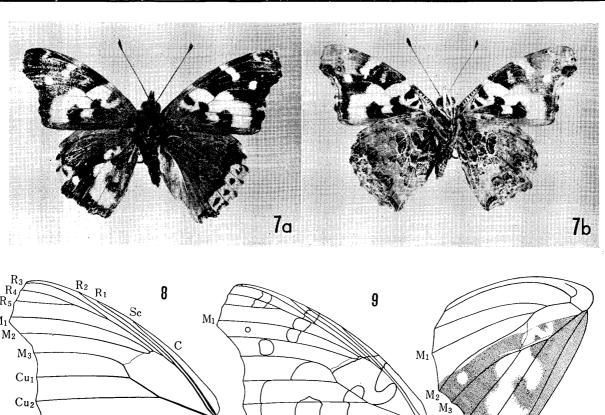
異常の部分をしらべた上で改めて翅表から見れば、斑紋が左右対称を保っているだけに、後翅内縁部の左右の形の差はかえって翅表からの方が見やすい。 後翅長は 2ndA 脈の位置では異常翅の方が長い.

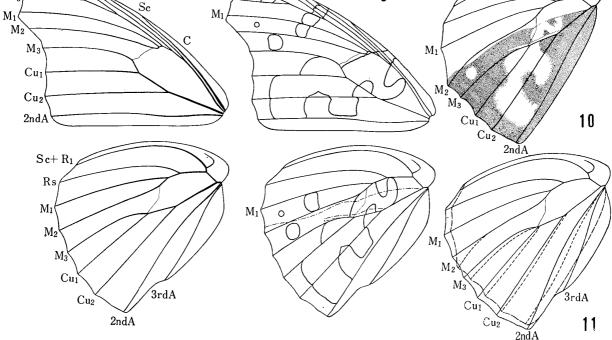
触角は不規則に屈曲し、左側のものに特に著しいが、翅部の異常と関連のあるものかどうかは分らない。異常 を示す左後翅の後半は翅面全般に皺曲がある。

この標本は1948年 5 月19日,長野県浅間山麓追分付近で,小林繁太郎氏によって採集されたまである。この時期はこのあたりで第1化成虫の出はじめに当り,この標本も異常であるという点を別とすれば,極めて完全新鱗な個体である。他の標本と共に三角紙包の状態でこの年の夏に入手した。

2 アカタテハ Vanessa indica H_{ERBST} (Figs. 7-11)

翅表を一見して、左後翅に左前翅の斑紋が再現されているのが分る。これほど美事な例はめったに現われまい





と思う. しかしこれは、前後翅の斑紋が全く配置を異にしているこの種の特徴に幸いされているもので、異常を示す部分の比率はむしろ前例のコミスジの場合よりも小さい.

第8図の翅形と脈相はこの異常個体の右側の翅に基いて描いたものである。前例と同じく, M_1 脈より後方の前翅の斑紋を対応する後翅の各室に配置すると第9図となり,異常翅の斑紋がほぼ現わされる。標本において後翅の斑紋が前翅のものに移る境界を示したのが図の破線である。中室内の小部分を除いては,前後翅の両要素の境界は完全な一線で分かたれ,この点はコミスジの場合と大いに異なる。

異常翅に現われた前翅の斑紋だけを描いたものが第10図である。これにはあとに記す翅形・翅脈の異常もすでに加えてある。ここに現わされた前後翅の斑紋の境界線,すなわち実物標本に見る境界線は,模式的に描いた第9図のものよりいっそう屈曲の少ない直線になっている。この一線の両側には互に他の斑紋要素を混在していな

いが、中室内にだけ後縁に沿って後翅の褐色の地色が細く縦条となって残されている. 翅底から外縁に達する長い境界線の近傍に鱗粉の配列の乱れが少ないのも前例とは大きな相違である.

右後翅の翅形と翅脈を正常のものと考え,これに異常翅のものを重ねて破線で描いたのが第11図である.翅底から前縁を重ね合わせてみると,本来の後翅の斑紋を持つ前半の部分では,翅脈の位置は正常のものとほぼ一致し,翅長が短い.前翅の斑紋を現わしている後半の部分でも同じく翅は短いが,さらに翅脈の変形も伴う. 両斑紋の境界に近い M_2 脈だけは異常に長く突出し,かつ外縁よりで強く後方に彎曲する. この突出部はあたかも前翅外縁の突出部を再現したかのように見えるが,事実はそれとやや異なる. 前翅の突出部は M_1 と M_2 脈の間にあって,翅脈端にはない. 2ndA, Cu_2 , Cu_1 の 3 脈には全長にわたってこまかい波状の屈曲があって形成された時の不健全さを思わせるものがあるが,全形としては直線状で前翅のものに近い. M_3 , M_2 の 2 脈には波状の屈曲がない. 3rdA 脈を欠いて,内縁が翅底から 2nd 4 脈端まで直線に近い形状を示す点ではコミスジの場合とよく似るが,なおいっそう著しい. 3rdA 脈の痕跡と思われるものは見当らない. 2nd 4 脈から内縁にかけて翅面には皺が著しく,鱗粉の着生状態も不良で, 内縁は細く表側に巻いている. 3rd 3r

翅形と翅脈のかなり複雑な変形にもかかわらず,裏面のこまかい斑紋は翅脈との相対的な位置の調和をよく保って配列されている。 翅面が異常に拡げられた M_1 室外縁部の斑紋は, 翅表ではただ朱赤色紋がその巾を増している。 裏面では同室内の斑紋が一様に 拡大されているのではなく, M_2 脈端に近い部分で特に拡大されており,翅面がどの方向に拡張されたかを察知することができる。 異常翅の 2nd A 脈から内縁までの斑紋は,正常翅の 2nd A 脈から 3rd A 脈までの間の斑紋に等しく, 3rd A 脈から内縁に至る斑紋はほとんど認められない。 これは,正常翅の 3rd A 脈だけが退化消失して異常翅の形を作り出したものではなく,正常翅の 3rd A 脈では、正常辺の形を作り出したものではなく,正常辺の退化に伴ってそれより内縁までの翅面の大部分も失われて異常翅の形を生じたことを示す。この経過は正常な前・後翅の内縁部の構造の差を示すものとして興味が深い。

この標本は標本商の手から買い受けたもので、その際に採集者の名前は倉持定夫氏と聞いた。写真は著者が入手したままの状態であって、採集者により生のまま展翅されたもののようである。採集者の筆蹟と思われる鉛筆がきのラベルに「9.14.1957,西小山」とある。 これは東京都品川区小山町であろう。採集した時の観察があったら聞きたいものだが、今はそのつてがない。やや小さいるで、前翅長は左 $29 \, \mathrm{mm}$ 、右 $30 \, \mathrm{mm}$. 少し飛び古した状態のもので捕獲か標本製作の際の鱗粉の脱落もあるらしく思われるが、幸いにも異常を示す部分には損傷がない。

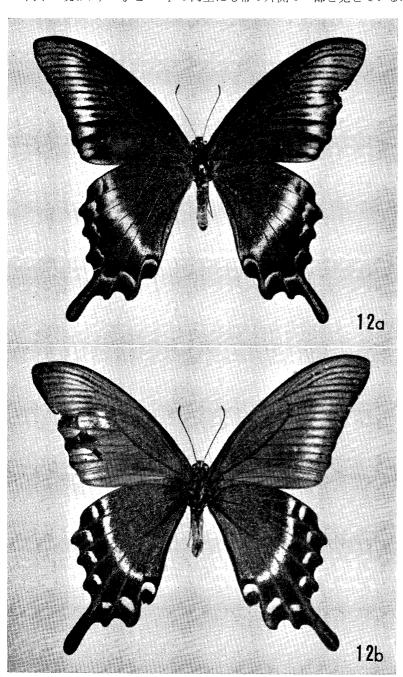
3 ミヤマカラスアゲハ Papilio maackii tutanus F_{ENTON} (Figs. 12-16)

翅表から見た右前翅には、外縁部の破損とその内側で光沢帯の屈曲がある。帯蛹を作る関係から、アゲハ類では前翅に機械的の損傷を生じやすく、この程度の破損ならば珍しくはない。裏面から観察すると、斑紋の異常はさらに広い範囲にわたり、中室にも及んでいる。この種では前翅に現われることのない外縁の紅色弦月紋の存在

に気付けば、これもまた Homoeosis の一例であることが分る.

後翅の横帯と紅色弦月紋列とを第13回に従って対応する前翅の各室に配置したのが第14回である。横帯を前翅の各室に配置するには、後翅の対応する室で、外縁から室底までの間のどの位置を占めているかに従った。これによりアゲハ類で見なれているところの、前翅では外に向って凹形、後翅では外に向って凸形となる横帯の彎曲が、アゲハ類の前後翅の形の相違を現わしたにすぎないもので、本質的には前後翅で同じ位置を占めていることを知る。

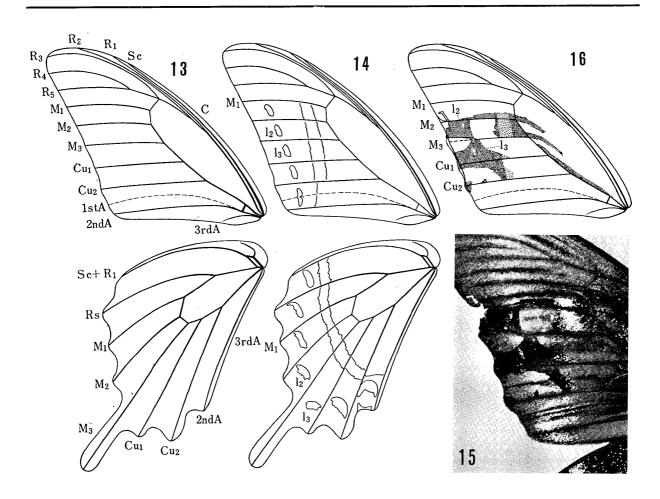
第14図の前翅に配置された斑紋のうち, 巾広い黄色帯は,標本では M_1 室の後半から M_2 室に後翅のものとほぼ同巾で現われ, M_3 と Cu_1 の両室にも帯の外側の一部を見せている.弦月紋は M_2 と M_3 室にある.この



部分を拡大して示した写真が第15図,後翅の要素だけをとりあげて描いたものが第16図である.

前後翅の地色にはかなりの差があ り、後翅の方が濃い黒色である. ま た後翅の横帯およびそれより内方に 疎布 される 黄色鱗は 大形で 横巾広 く, 前翅の全面にわたる灰黄色鱗は これより小さい, これらの相違に基 いて,前・後翅の斑紋のすべての境 界を定めることが出来るのは,前の 2例と異なるところである。正常な 翅の裏面について見ると, 前翅外縁 の縁毛は全般に黄白色であり,後翅 では翅脈端に近い突出部で黒色,脈 間の凹陥部で黄白色である. 異常翅 で後翅の要素が外縁まで達している のはおもに翅脈端に近いところであ り,本来の前翅の黄白色の縁毛はこ の部分でやはり黒色となっている. 平行する3本の細い条斑となって中 室内を走る後翅の要素と, それより 外方に散在する後翅の要素との位置 の関係も興味が深い. これら異常の 要素がなんらかの方法で翅面に展開 されたのは、Cubitus のみでなく、 Media の各分枝もまた 接続して 翅 の基部への 連絡を 持って いた 時期 か,あるいはそれよりなお前の時期 と判断されるからである.

後翅の紅色弦月紋は,内側を青紫 色の鱗粉でふち取られる。前翅の M_2 ・ M_3 室に現われた弦月紋 (l_2, l_3) が



後翅のものより著るしく小さく見えるのは、おもにこの青紫色部だけが再現されているためである。拡大して検すると、紅色鱗粉も外側にわずかにある。この2紋の外側は後翅の地色で占められ、紅色部をも現わしうるだけの面積が十分にあるにもかがわらず、それを欠いている意味は不明である。両要素の接する境界で、鱗粉の配列の乱れが著るしい場合には、斑紋の小部分が変形または消失する例はすでに見た。しかしこの場合はそれとも異なり、後翅の斑紋を現わす部分の鱗粉の配列に乱れは少ない。もっともこの個体とは別に、後翅外縁の弦月紋が異常を呈するとき、紅色と紫色の両部分が無関係に縮小・拡大などされるのをこの種ではしばしば見ることがある。

異常翅の形を左の正常な前翅と比較してみると,後翅の斑紋を持つ部分で異常翅の面積は縮小され,従って外縁はやや短くなる。これを補うために, M_1 脈より前方の各脈は彎曲の度を強め,前翅長は左翅の 64mm に対し,右翅は 62mm しかない。 M_2 脈より後方の各脈にも多少のひずみは見られるが, M_3 脈の外方約1/3が前方へ屈曲している点だけとくに著るしい。翅頂から M_1 脈端までの外縁の線は正常の位置よりやや内側にあるが, M_2 脈端より後方ではむしろ外側に張り出している。 Cu_2 , Cu_1 , M_3 の 3 脈の端は正常な形より突出がやや強く,これらは後翅外縁の形を模しているものと考えられる。

さらに興味が深いのは, M_8 と M_2 両脈間の外縁部の構造である. この部分の欠損が羽化するときにあるいは羽化して後に生じたものであるならば,翅表の光沢帯が内側に屈曲していることの説明はむずかしい. 他の例でも知る通り, 翅形・翅脈の変形とよく調和を保って斑紋もまた変形しているのであるから, 光沢帯の屈曲は M_3 脈の端より前方で,外縁線もまた内側に曲ったことを示すものと解したい. M_3 脈を境にして外縁線の角度が急激に変るのはすなわち後翅の形状である. してみるとこの部分では翅面がさほど大きく欠損しているのでは

あるまいということ気付く。幸いにも検鏡してみると,両脈間の外縁部のうち M_2 脈に近い部分には,不完全ながらも縁毛の存在をみとめることができる。 M_3 脈の端を境として,それより前方の後翅の要素を持つ部分では尾状突起を形成しようとし,後方の本来の前翅の要素はこれをさまたげ,双方の形態の差があまりに大きいために収拾がつかず,欠損を生じてしまったのではないかと推定されるのである。後翅の要素が M_3 脈を越えて少しでも後方まで拡っていたら,不完全ながらも尾状突起を生じた可能性は大きい。もしあればそれは M_3 脈を延長した方向に突出するはずで,稀代の珍標本となったであろうものをと惜しまれる。 M_2 脈より前方に切れ込みのような破損があるのは採集後のものである。

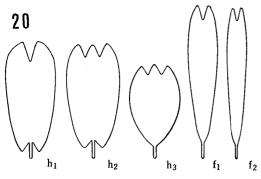
この標本は1951年8月12日,北海道上川郡愛山溪温泉の近くのポンアンタロマ川畔において,井上正亮氏によって採集された8である。すでに同氏がふしぎな異常のあることを認めて,著者に恵与されたものである。異常部を除いては,大きさも斑紋も北海道

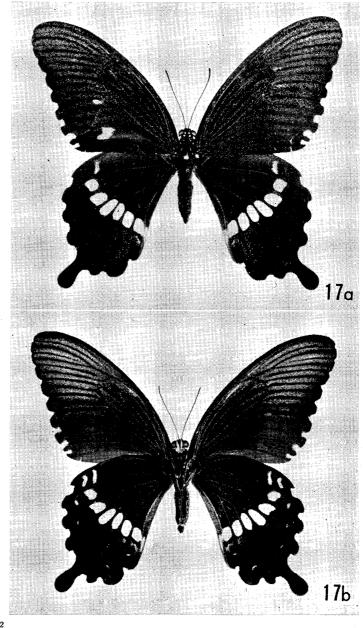
産の夏型 8 として普通のものである.

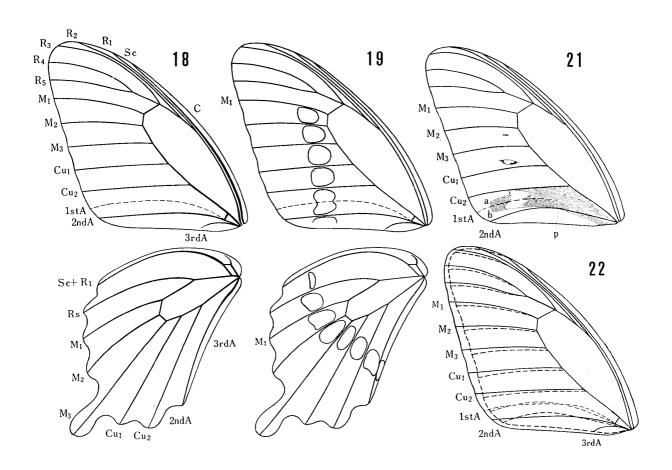
4 シロオビアゲハ Papilio polytes polycles FRUHSTORFER (Figs. 17-22)

左前翅には表面に異常の3白紋があり、右前翅に比べて翅形がやや小さい。前翅に現われた異質の要素がこれほど小部分である場合に、果してこれが後翅の形質を示すものと解してよいかどうか疑念を生ずるところである。しかしこの標本では次のように後翅としての特徴をいくつか見出すことができるし、また前の数例に認められたと同じく、異常部分の周辺に鱗粉の配列の乱れもある。

後翅の横帯を前の例にならって前翅に配置してみると第18・19図のようになる。この横帯の形状については前種の場合にすでに記したところで,ここでは一般のアゲハ類の前翅に見る紋列として,いっそうよく見なれた形を示







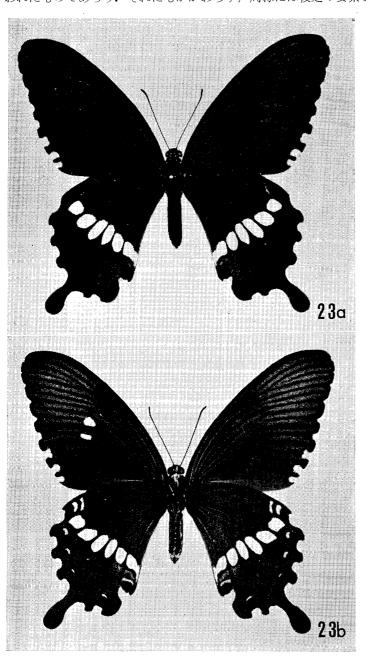
している。 異常翅に現われた 3 白紋の位置は, この仮定の紋列の位置とよく一致する。後翅で単調な形を示す Cu_2 室紋が前翅で鼓形となるのは, 1stA 脈の影響を受けることによるもので,正常型として前翅各室に同形の 斑紋をもつアゲハ類にも普通に見るところである。 各室に 1 個の外縁紋が Cu_2 室で 2 紋に分かれるのも同様である。

後翅表面では黄白色紋列の部分と、翅の地色を作る黒色の部分とによって、鱗粉の形には大差がなく、第20図の h_1,h_2 のような形を示す。黄白紋のうちには基部の形を異にし、いっそう横巾の広い h_3 のようなものも見られる。いずれも概形は長円形を基本とし、長さは横巾の $2.0\sim2.5$ 倍である。前翅表面の全般にわたり、各室に細い縦条を作ってまばらに布かれている黄色鱗の形は上記のものとことなり、 第20図 f_1 , f_2 のように細長で、長さは横巾の $5\sim8$ 倍もある。前翅表面地色の黒色部の鱗粉は後翅のものより大きさの変異がやや多いが、とくに細長のものはない。

左前翅表に現われた異常の3白紋を構成する鱗粉はf型ではなくてh型であり、後翅の要素であることを知る。しかし実際には鱗粉の形態の差などを知るよりも前に標本を実見して、これらの斑紋が前翅とは異質の要素に由来するものであろうと直感する。 それは、 前翅のまばらな黄色鱗粉と後翅の緻密に並んだ黄白色の鱗粉とでは、斑紋を形作った場合にすでに著しく異なった印象を与えるからである。後翅表面の黒色の地色部には、内縁角の近傍を除いては、一般に黄色鱗を散らしていない。従って後翅の要素としての黒色部が前翅に現われた部分では、 前翅特有の細長のf型黄色鱗を欠いている。 さらに 前翅後翅両要素の境界には 鱗粉の配列の乱れもある。これらのすべての特徴を手がかりとして、後翅の要素と考えられる部分だけを取り出して図示したものが第21図である。

 Cu_2 室では黄白紋より内方を続けて後翅の要素で広く占められ、翅底部にわずかに前翅の要素が残っている。これら両部分を比較すると、 前者は黄色鱗を欠き、 後者は前翅表に特有の細い黄色鱗を散らしているのが著しい。黄白紋より内方が写真で淡色に見えるのは、標本のこの部分に脂状の光沢があることによる。黄白紋の外側にまったく鱗粉の配列の乱れが認められないことから、引き続き後翅の要素としての黒色部が外方に続いているものと推定されるが、外縁の 2 個の黄白紋は前翅としての本来の形をまったく変えていない。比較すべき右側の正常な翅面にもたまたまこの部分には黄色鱗がほとんどない。従ってこの部分だけはふしぎにも両要素の境界を定めがたく、第21 図には a, b と記して描図を途中で止めた。

 M_3 室の小白紋はその大きさと形から判断して,第19図の推定によって描いた長円形の白紋の一部分だけが現われたものであろう。それにもかかわらず,周縁には後翅の要素としての黒鱗を持つものらしく,さらにこれを



取り巻く本来の前翅の黒鱗との間に配列の不調和が認められ,その境界は第21図に示したように紡錘形である。いっそう微小な M_2 室紋は,鱗粉の数としてわずかに8-9片から成り,その外周に後翅の要素としての黒鱗を伴うものかどうかも明らかでない。

異常の左前翅を右前翅と比較したものが第22図で,異常翅の形態を破線で示す.後翅の要素を多く持つ後縁近傍で翅脈の異常が著しい.2nd A 脈は外方では正常の位置よりも著しく前方に彎曲するが,前後翅両要素の境界を切る点(第21図、p)でにわかに形を変え,それより内方はほとんど直線状になって翅底に向かう.1stA 脈も正常のものよりは前方に反る.3rdA 脈はまったく欠除する.第21図では前後翅の斑紋の境界を明らかにするために,便宜上1stA 脈の内半と横脈を省いた.異状の著しいのはおもに Cu_2 脈より後方であるが,翅形は全般に狭小で,外縁は内側に彎入し,後縁の長さも短い.

この標本は飼育によって羽化した♀で、そ の経過は次の例とともに記す.

5 シロオビアゲハ Papilio polytes polycles Fruhstorfer (Fig. 23)

前例と同じく早標本で、右前翅裏面に似たような異常の3白紋がある。しかし前例の白紋について見出した後翅の要素としての種々の特徴は、この標本にはいずれも認められない。はなはだよく似た異常個体のように見えながら、果して両者を同じ系列の奇形と見てよいものかどうか判断に苦しむ。

まず異常の3白紋の位置を第19図の仮想紋列と比較してみると、 およそ一致するのは M_3 室の1紋のみである。 M_2 室紋は基部にかた寄りすぎており、微小の第3紋は中室内にある。一つの翅の斑紋が他の翅に現われた場合に、今までの例ではいずれも推定される対応の位置をよく保っている。従ってこの異常の3白紋は、第19図のように推定した紋列の一部が現われたものと見てよいかどうか不明である。

前翅裏面の黄色鱗粉のまばらな散布状態は翅表のものと同様であるが、 各鱗粉の形は第20図の f 型ではなくて h 型である。従って異常の3白紋を形作るものとの間に明瞭な形の区別点はない。さらにこの3白紋の周縁には鱗粉の配列の不調和を全く見出すことができない。白紋を作る黄白色の鱗粉は、緻密な瓦状の配列のまま、少しの乱れも伴わずに地色の黒色鱗粉に並列される。翅形と翅脈にもまた異状がない。

これらの結果は、前例では3白紋を後翅の要素であると認めた根処が、本例にはあてはまらぬことを示している。しかしまた、これら3白紋が後翅の要素であることを強く否定する事実もない。ただこの3白紋を前翅の本来の要素であると見るにはあまりに異質の感が強いこと、とにかく前例の3白紋の現われ方と似ていること、しかもこれら2個体は下記の通りきわめて近親の関係にあることなどから、類似の奇形と見て記録に残しておきたいと思う。

同系交配を続ければ、隠されていた劣性形質が現われてくる可能性は高まる。前翅の過剰紋がこうしたものの 現われではあるまいかということも一応は考えられる。しかしそれならば、たとえ弱い斑紋であっても、ここに 見られるものよりは整った形を持ち、また左右対称に、あるいは表裏にあい伴って現われてよさそうに思う。

これらの異常標本 2 ♀は,東京でシロオビアゲハの累代飼育中に生じたものである。1960年 3 月末,奄美群島喜界ガ島で五十嵐邁氏により採集された♀から採卵し,兄妹交配をくり返して世代を続け, F_1 は 5 月末から 6 月上旬, F_2 は 7 月中旬, F_3 は 8 月下旬から 9 月上旬, F_4 は 9 月下旬から10月下旬に羽化した。各回の卵は同好の方々の手に分けて飼育された。羽化した成虫の頭数を集計してはいないが,少なくも F_3 は 150 頭, F_4 は 100 頭を越えたことと思う。そのうちから,この 2 例はふしぎにも共に千葉市内で飼育された木暮翠氏の許で羽化し,生品のまま再び著者の手に戻されたものである。

前例: F_3 , ♀, 1960年8月20日羽化. 本例: F_4 , ♀, 1960年10月28日羽化.

6 変異の起源について

§1. Homoeosis²⁾ の語は Bateson, 1894 によって作られたものである. これに対しては相同異質形成という専問的術語があてられ,その意味は次の如くであるという.

個体の一部になんらかの原因で損傷を生じたときに、この失われた部分が補われる現象を再生という。再生にあたっては失われた部分と同じものを生ずるのが一般で、これを同質形成³⁾とよぶ。これに対し失われた部分とは異った組織あるいは器官の再生される現象が異質形成⁴⁾である。異質形成の多くは極性の乱れによって生じたものと解することができるが、そのほかに体のある区分の付属構造が他の区分の付属構造を示す現象がある。環節という明瞭な体区分を持つ節足動物にこの著るしい例が多い。すなわちある環節の本来の付属構造が、他の環節の付属構造によって置きかえられるものである。エビの眼柄を切断したあとに触角が再生されるのはこの例で、異質ではあるが相同の器官で置きかえられたという意味から相同異質形成という語を生ずる。現象の意味を知れば、homoeosis がときに"転座"と訳されるのもうなずかれるところである。

§ 2. 昆虫類では上記のエビの場合によく似て,直翅類の触角を切断したあとに歩脚の再生を見た例があり, 蛾の後翅の代りに前翅を生じ, 前翅が前後に 並ぶものが あるという. ショウジョウバエ に関しては 人為的に homoeosis の現象を誘発 させた例が多い. Aristopedia は触角の arista (芒・触角刺毛) が歩脚のような形態

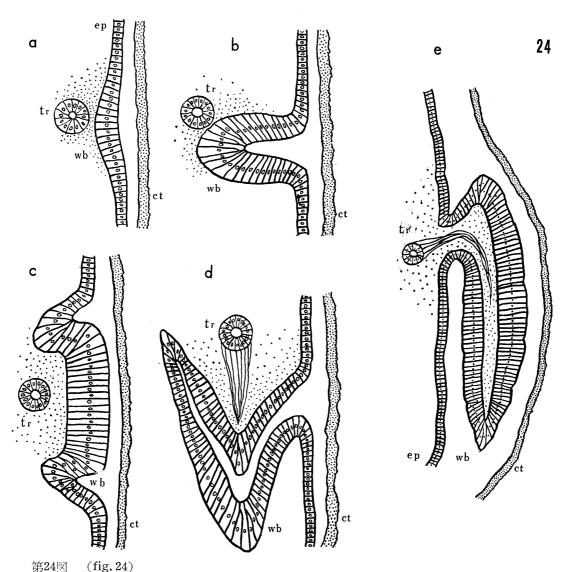
²⁾ homoeosis [Gk homoeo-f. hōmoios 等しい, 類似の + -ōsis 状態, 過程をあらわす名詞語尾]

³⁾ 同質形成 homomorphosis

⁴⁾ 異質形成 heteromorphosis

に変ったもので、同様に proboscipedia は proboscis の labella が跗節のような形に、tetraptera は halteres (平均根)が正常の翅の形に、tetraltera は翅が halteres に変ったもの、 bithoraxは後胸が中胸の形に似た ものなどである。このような混乱は遺伝子の突然変異によるものらしく、相同突然変異とよばれることがある。 変異の誘発に用いられる手段としては、 \mathbf{X} 線・紫外線による照射(物理的)、マスタードガス・エーテル・コルヒチンによる処理(化学的)などが知られる。 処理中の温度を変え、食餌を加減などして生長速度を狂わせると 変異の発現率もまた変るという。

§3. ところで蝶の翅面に見出される homoeosis は、 翅の一部に限って現われ、左右不対称であるばかりでなく、前・後翅、表・裏面に関しても対称ではない。この事実だけでも上にあげた多くの例とは異なっており、蝶の場合にはまた別の起因もしくは経過によるものであろうかと推測されるのである。 蛾の後翅の全形が完全に前翅と同一になったものが現われたとすれば、 そのようなものこそここに取上げた蝶の homoeosis とは異ってショウジョウバエなどの例に近いものであろう。



モンシロチョウ幼虫の翅芽の発生を示す模式図 (Mercer, 1900より), ct. クチクラ層, ep. 上皮細胞層, tr. 気管, wb. 翅芽.

極めて偶発的とは推定されるものの、生じた結果については二三の類型が認められる。前翅の斑紋が後翅に再現されるときは、その転移は広い面積にわたって連続的に起きる。ほぼ同様と推定される例はベニシジミの裏面 (Newman, 1959)、*Pieris brassicae* の裏面 (Frohawk, 1938) にも記録がある。後翅の斑紋が前翅に移るときは不連続で小面積に止まる。これにもほぼ同様の例がコヒオドシの裏面 (Ford, 1945) について知られる。

§ 4. 翅の斑紋が鱗粉の集合によって描き出され、その鱗粉の形成は蛹の末期に行われ、鱗粉は外形ができてのちにその内部に色素が沈積されて個有の色を発現する。従って鱗粉の形成あるいは色素の集積が、前・後翅の間で時間的の差を持つならば、一枚の翅についても部分的な発育の遅速の狂いを生ずるだけで、ここに考えているような homoeosis が作られる可能性はある。Homoeosis の現象を各器官の発育の時間的な差で説明しようと試みた例は多い(Goldschmidt、1927、/38、/40)。たとえば § 2. にあげたショウジョウバエの例では、触角と脚との形成期に差があり、その成長速度の狂いによって aristopedia を生ずるものと説明する。 Goldschmidt はさらに蝶の翅の斑紋をも鱗粉および色素の形成の時間の差で説明している。しかし蝶の場合の前翅と後翅というものは、触角と歩脚、翅と平均棍のように形態と機能の両面にわたって分化してしまった器官ではない。それどころか、蝶については翅面のすべての部分にわたり鱗粉は同時に形成されることが明らかにされてをり(Köhler and Feldotto、1937)、翅面の一部を冷却・加温しても、その部分に発育の遅延・促進を生ずるのみで、終局の色彩・斑紋には異状を生じない(Giersberg、1929)ということも知られている。 従ってこの点からもすでにhomoeosis のような斑紋異常の起源は、鱗粉形成期よりさらに前にさかのぼらなければならぬことが分る。

あるいはまた、一翅から他翅へ輪郭鮮明な斑紋の転移を見ると、翅面の一部が他に移されたような印象も受ける。しかし変態のいずれかの時期にこうした現象を生じたと仮定しても、それは蛹の期間中ではない。蛹化後の翅はかたく体表に膠着されたままで、組織の一部が他に移る機会はない。少くとも幼虫の最後の脱皮(すなわち蛹化)よりは前でなければならない。

§ 5. 変態様式の複雑な鱗翅類では、幼虫の翅は内部成虫芽としてクチクラ層の下に陥入して発育し、異常を生じたとしても、その時期を知ることは容易でない。翅芽の発生経過のあらましは次のようである。第24図はモンシロチョウを材料として翅芽の発生を図解した Mercer、1900の図を模式化し、それに翅芽が反転して表皮細胞層の外側に出た状態を加えたものである。図では翅を持つ節の断面の右側の翅芽を示す。

翅となるべき原基がはじめて可視的に認められるのは,表皮細胞層の肥厚であって,ごく若い幼虫あるいは胚の翅を持つ節の断面に認められる。モンシロチョウにも1令期にはすでによく認められる(第24図a)。2令期で肥厚はさらに進み,内方へポケット状に凹陥する(b)。3令期になるともっとも肥厚した部分はかえって凹陥部の内へ反転してひろがり,円盤状の構造を作る(c)。4令期では反転した部分はさらに発育し,凹陥部に収まりがたくなって折りたたまれた状態になる。この部分が後に翅になるものである(d)。5令末の前蛹期で翅はポケットから外へ押し出され,古いクチクラ層の下に出る(e)。こうして脱皮すればすでに蛹である。完全変態を行う昆虫のもっとも著しい特徴は,翅芽が幼虫としての最後の脱皮を終ってはじめて体表面に出ることにある。こうして翅は蛹体の腹面をおおう。

発生の初期には翅芽は特別の呼吸器官を持たず、 表皮細胞層の他の部分と変りはない。 ただし図に見るように、翅芽を生ずるのはかならず大きな気管の近傍の表皮層である。 翅芽の発育の後期になると、気管の細胞の一部はとくに大形となり長く伸びて翅芽の凹陥部に入るけれども (d)、まだ呼吸作用にはあずかっていない。 真の気管が翅芽の内に発生するのは 5 令末期であることが重要である。 しかもこの時期にはまだ気管内には体液をみたしていて呼吸作用は営んでおらず、蛹化してのちにはじめて機能を発揮する。 これが蛹の翅の気管である.

§ 6. 蝶の翅に見られる特異な homoeosis の現象は、 上記の複雑な翅の発生経過のうち、どの時期にその源を発したものであろうか. 人為的手段で誘起させた § 2. のショウジョウバエの相同突然変異に関しては、外因の作用した時期と後に招来された結果との関係の明らかなものがある. 産卵直後の卵を紫外線で照射すると、幼虫体の一部に欠損を生ずるが成虫にまでは影響しない. つまりこの時期の卵には、まだ成虫の性質については

調節⁵⁾ の能力がある。産卵後 7 時間以上を経過してからの処理では、孵化した幼虫に外観上の異常がなくとも、成虫に部分的の欠損を生ずるという(GEIGY、1931)。衣蛾 Tineola の卵についても同様の実験がある(LüSCHER、1944)。 さきにあげた bithorax は卵が受精して 3 時間後に、 温度の刺戟を与えたり、エーテルで処理して誘発されたものである。これは成虫芽が認められるよりも16—18時間も前であるという。その他にも多くの類似の実験があって、胚の発生はこのような初期においてさえも、その一部は成虫の特定の部分になることが決定⁶⁾ されているのを知る。 Pieris、Vanessa でも 1 令または孵化前の幼虫に翅の原基が認められるのであるから、実際の決定は上の例と同様に早いものと考えられる。

誘起源の種類についても示唆にとんだ実験が多く、針先で卵を突くという単純な傷害によって、紫外線照射と同様の結果が得られていることは注目に値する。組織の原基の一部を分割して再生現象をしらべたもののうちには翅芽に関するもの(Magnussen, 1933)、幼虫の脚に関するもの(Bodenstein, 1937)、 翅の斑斑に関するもの(Henke, 1933)などがある。これによって後に完成を見る成虫の器官に部分的な重複を生ずるが、今ここで問題としている 翅面のみの homoeosis とはまったく性質を異に するものである。 コヒオドシ 幼虫の脚の移植に関しては興味深い実験がある(Bodenstein, 1935)。 幼虫の後脚の一部を切りとり、 これに前脚を移植したものである。後に生じた成虫の後脚は、脛節より基方では後脚の本来の形を示し、跗節は前脚と同様のものが作られた。移植の行われた時にすでに成虫の前脚となるか後脚となるかの決定はなされていたが、各節の決定はまだ完了していなかったことが分る。なおこの移植の際に接合が正しくなければ、接着部の双方で再生が行われ、著しい重複奇形を生ずる。

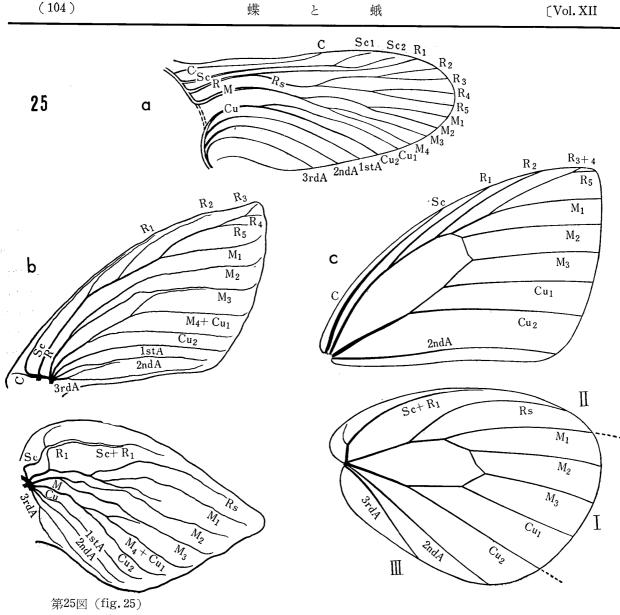
§ 7. これらの既知の例から類推すると、蝶の翅面における homoeosis も、その起源は胚形成の初期にまでさかのぼって考えた方が、理解しやすくまた矛盾を生じない。胚形成のはじめ、ようやく体環節の分化を生ずるときの区分・配列の乱れが起因であると考えてはどうであろうか。これは§ 6. の例から知る通り可視的に分節が認められるよりさらに前のことである。また幼虫の脚の移植実験の経過から見ると、これと似た傷害が幼虫の自体内に偶発したとも考えられ、それにしてもやはり胚期に起きたものであると考えたい。幼虫の体環節が完成され、表皮組織も分化し、翅芽の位置が定まってからでは、§ 5. の経過に見る通り、クチクラの下にポケット状に陥没している翅の原基の間に、接触一癒着一分離が起きるとは考えがたいからである。幼虫期の末に近くなれば、胸部2節の翅芽はそれぞれ左右の体側で出合う機会はある。前蛹期の末に翅芽が反転して外に出る場合はいくにその著しい時である。しかし後期になればなるほど、移植に近いような大量の組織の移行は実現が不可能になる。いかに翅芽が分化の度の低い組織であるとしても、先に引用した幼虫体の移植の実験からも知られる通り、その接合は正しく行なわれなければならず、たとえ小部分についても極性の相違があれば重複奇形を生じてしまって、ここに見るいくつかの例のように、調和のとれた成虫標本にはならぬ筈である。蛹化して後でないことはすでに§ 4. に考慮したところである。

蝶の翅面に見る homoeosis の起因をそれほど初期のものと見るならば、発生途上の調節能力によって補修が行なわれ、一部の翅の斑紋にだけこれほど強い異常現象が残されなくてもよいではないかという疑問は生ずる。これは homoeoiss の起源を胚期にまでさかのぼるなら、 異常が翅面のみに限られて、胸部の他の構造に何の異常も伴わないのはふしぎではないか、という疑問とも共通する。これらに対する全面的な説明とはならないまでも、この矛盾が実は内翅型幼虫の変態の特異性を示すものであり、虫体の他の部分が変態の完成に近づきながら翅の原基だけは長期にわたって未分化の状態を続けていることの証明になるのではあるまいか、と思われる事実が見出されるのである($\S 9$.)。

§ 8. 多種多様の昆虫の翅脈の相同性が研究された結果として、もっとも分化の度の低い一般化された脈相というものが仮説的に導き出されている。これには、成虫の翅脈が比較されるばかりでなく、翅脈とこれを生ずる位置に前もって存在した蛹・若虫の翅の気管との位置の関係がきわめて重要視される。現存する昆虫では気管の

⁵⁾調節 regulation

^{6)} 決定 determination



- a. 仮説原始型昆虫の翅脈相.
- b. モンシロチョウ蛹の気管相 (以上は Comstock, 1918より).
- c. モンシロチョウ成虫の翅脈相.

配置と成虫の翅脈相との間に相違の少いものもあり、 成虫化に際して 両者の間に飛躍的な 変化を見るものもある。この仮説的原始型では、若虫の翅の気管の配置と成虫の翅の脈相とは等しく、前翅と後翅の間にもまだ分化は生じていないものと考えている (第25図a)。原始型と比較すればトンボ目などは複雑な方向に、双翅目・膜翅目などは省略化された方向に分化が著しい。この点では鱗翅目の脈相はもっとも単純であり、原始型に近い。

ここに示した図はモンシロチョウのものであるが、これらの特徴は蝶類全般に通ずるばかりでなく、frenulum を持つ蛾類にもほぼ共通のことである。 鱗翅目では成虫の翅脈に media の分枝が 3 本 しかない 点で原始型と 異るが、これは前後翅に共通のことであり、現在の問題には関係がうすいのでしばらく省く。次に著しいのは、前翅では後縁に近い部分に、 後翅 では 前縁に近い 部分に退化が見られる ことである。 前翅の subcosta から radius にかけての構造は原始型のものと大差はないが、後翅では subcosta とradius 群の癒合 70 によって、こ

⁷⁾ 癒合 coalescence

の域における省略が著しい。後縁部の退化は前・後翅にともに見られるが,前翅の方に著しい。この域に見られる翅脈の退化は癒合もあり,萎縮 $^{8)}$ もあって,その度合いは鱗翅目内の各群によって差があり,蝶類のみについても相違が見られる。

- § 9. 鱗翅類の翅の発生過程に以上のような特徴のあることを知って、 再び蝶の翅面に見る homoeosis の異常現象を検討すると、両者の間には偶然とは思われない 因果関係があるように見える。 Homoeosis の現われ方にいくつかの類型があることは§ 3. の後半に記した。そのうちで特に著しいコミスジ・アカタテハの前翅から後翅への斑紋の転位は次のように区分して考えることができる(第25図, c).
- i) 仮説原翅型昆虫の脈相があまり変更されることなく蛹の前後翅の気管相に現われ,その脈・管の数がまたほぼ等しく成虫の翅脈にも現われる部分,すなわち M_1 脈より後方, Cu_2 脈より前方の翅面では,前翅の斑紋もまたほとんどそのまま後翅へ再現される.
- ii) 原始型の脈相が蛹の前翅の気管相にはほぼそのまま現われ、蛹の後翅では著しく変形され、この前後翅の間に生じた差がそのまま保たれて成虫の翅脈相に現われる部分、 すなわち M_1 脈より前方では、前翅から後翅への斑紋の転移は全くない。
- iii) 原始型の脈相がそのまま蛹の前後翅の気管相に現われるにもかかわらず,成虫の翅脈では前翅と後翅の間に差を生ずる部分,すなわち Cu_2 脈より後方では, 前翅の斑紋が多少ともゆがめられて後翅に再現され,あるいは部分的な欠除を見ることもある.

前翅を形成する筈の組織が誤って後翅へ導入されたときに、このような3つの区分があったとは到底考えられない。たとえ翅の原基を生じていたとしても、胚期には翅の各部分の決定などはまだなされていない筈だからである。それならば翅面を3部分に分けて、それぞれ異った斑紋転位の様相を見せたのは、翅芽の発育経過中に起きたことにちがいない。かりに後翅となるべき翅芽の片面の全部を、前翅となるべき組織がおおっていたと考えてみる。 翅芽の発育につれて、前後翅の構造の差がとくに著しい(ii) costo-radial 域では矛盾が早くから現われ、調節能力の大きいうちに優勢な後翅の組織で補修され、蛹化するときにはすでに後翅に同化されているのであろう。前後翅の間に構造の差が少いためにそのまま蛹の翅にまで持ちこされた(i)と(iii)の区域のうち、

- (i) medio-cubital 域ではさらに矛盾も少く成虫の翅の形成にまで進み, (iii) anal 域では蛹化してはじめて表・裏面の間の調節が行われたのであろう。 コミスジ・アカタテハともに (iii) anal 域には翅面に波状の皺があり,翅脈はこまかく屈曲し,鱗粉の配列の乱れが著しい。コミスジの異常翅の基部内縁で鱗粉が直立しているのは,鱗粉が後翅における正常の数だけ形成されているのに, 3rd A 室にあたる翅面は前翅の形態に近づいて著しく縮小されてしまったためである。
- §10. 一つの翅面においてもこうして部分的に異った調節が可能であるならば、翅とそれ以外の部分との間ではなおいっそうこのような差を生じやすいことであろう。この考えは、翅面に homoeosis を生じながら、胸部の他の構造に異常が現われないことに対しての一つの説明となりはしないだろうか。後翅の斑紋が前翅に転位するときはまた別の様相(§3.)を示す。この経過についても多少の説明は可能であると思うが、類似の標本がさらに見出される機会にゆずる。Homoeosis の起因が偶発的であるならば、成虫の翅面に現われる異常の形式にも変化が多い筈である。それにもかかわらず意外に同じ傾向のものが認められるのは、胚の発生・幼虫期の翅芽の形成など多くの段階で、調節の作用を受けて類型にまとめられてしまうためであろう。

翅面に前・後翅の斑紋が交錯する状態は,雌雄モザイク現象とまことによく似た外観を呈する.二つの現象に見られる類似は,双方とも異常の原因が発生の極めて初期から存在して,同じような翅芽の発育・鱗粉の形成などを経て生じたことを示すものであろう.この点からもまた homoeosis の起因は,胚期にまでさかのぼって考えるのが正しいものと思う.雌雄のモザイクでは M_1 脈より前方の前縁部にも現象は起きる. なぜならばこの部分の翅面の構造の差は,前翅と後翅との間に存するもので,ると♀との間の差ではないからである.

⁸⁾ 萎縮 atrophy

(106)

要約すれば、蝶の翅に見る homoeosis は、既知の他の昆虫の例と同様に発生の初期に起源を生じながら、内 翅型幼虫の翅芽の発生という特異の経過によって矛盾は温存され、幼虫期の末にいたり、翅の組織の分化がにわ かに進められる時期には調節の能力もその範囲をせばめられていて、鱗翅類の翅の脈相の特異性が強くおりこま れ、ここに見るような異常を生じたものと解することができる。こうしていくつかの事実を興味深く説明するこ とはできたが、同時に不可解な点も多く明るみに出る。一例をあげると、homoeosis がなぜ一つの翅の両面に わたって生じないかという如き疑問は、以上のような説明を与えることによってかえって強まる筈である。起因 と経過についてのいっそう正確な解答が与えられたなら、これら疑点も解消し、複雑な現象に対するさら一般化 された説明も可能になるであろう。そのためにはなお類例標本が見出されることを期待したい。

貴重な標本を著者に恵与せられた方々の御芳名は各標本の記載にあたってすでに記した通りで、この機会にあたり御好意に厚く御礼を申し上げる。文献の探索、本文の調製、写真の撮影に御世話を頂いた一瀬太良・磐瀬太郎・大島良美・高倉忠博の諸兄にも末筆ながら御礼申し上げる次第である。

References

Bodenstein, D. (1935) Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine. Roux Arch. EntwMech. Organ. 133: 156-92.

Bodenstein, D. (1937) Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. IV. Zur Analyse experimentell erzeugter Bein-Mehrfachbildungen. Roux Arch. EntwMech. Organ. 136: 745-85.

Comstock, J. H. (1918) The wings of insects. New York.

Ford, E. B. (1945) Butterflies London.

FROHAWK, F. W. (1938) Varieties of British Butterflies.

Geigy, R. (1931) Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. Roux Arch. EntwMech. Organ. 125: 406-47.

Giersberg, H. (1929) Die Färbung der Schmetterlinge I. Z. vergl. Physiol. 9: 523-52.

Goldschmidt, R. (1927) Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin.

Goldschmidt, R. (1938) Physiological Genetics. New York.

Goldschmidt, R. (1940) The Material Basis of Evolution. Boston.

Henke, K. (1933) Zur Morphologie und Entwicklungsphysiologie der Tierzeichnungen. Naturwissenschaften. 21: 633-9, 654-9, 665-73, 683-90.

Köhler, W. (1932) Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller, mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. ökol. Tiere. 24: 582-681.

Lüscher, M. (1944) Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.). Rev. suisse Zool. 51: 531-627.

Magnussen, K. (1933) Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels. Roux Arch. EntwMech. Orgn. 128: 447-97.

Mayer, A. G. (1896) The development of the wing scales and their pigment in Butterflies and Moths. Bull. Mus. Comp. Zool. 29: 209-36.

 M_{ERCER} , W. F. (1900) The development of the wings in the Lepidoptera. J. N. Y. Ent. Soc. 8: 1-20.

Newman, L. H. (1959) Looking at Butterflies.

Wigglesworth, V.B. (1954) The Physiology of Insect Metamorphosis. Cambridge.

Résumé

In this paper the author has described in detail several examples of homœotic aberration as seen in Japanese butterflies, and given consideration to the origin of the aberration on the basis of their analysis.

A particular period might well be found in the process of wing development in butterflies where some kind of irregularity can cause homœosis, and it has so far been considered very likely that this kind of aberration has its origin in as early as the embryonic period of the insect.

Homœosis appearing on the butterfly wing is unexceptionally limited to a portion of one side of any of the four wings, in so far as the examples shown here as well as those illustrated elsewhere are concerned. Consequently, it does not seem to be accompanied by any point, line or plane symmetry. In this respect the homœotic specimens of butterflies are in marked contrast to those already known of other insects.

The following three facts have been obtained by examining those butterflies' homœotic patterns in the light of (a) the hypothetical wing venation of primitive insect, (b) the wing tracheation of the butterfly pupa and (c) the adult wing venation:—

- 1) Where the number of the homologous veins does not greatly vary in any of the above-mentioned three phases a, b and c, as in the medio-cubital area, a sizable portion of the wing pattern of one wing is completely reproduced on the same side of the other wing;
- 2) Where the phases a and b greatly differ in the fore and hind wings of the phase b and that difference is carried over into the phase c, as in the costo-radial area, no shifting of patterns can be observed; and
- 3) Where the phases a and b are identical and a change in venation takes place only in the phase c, as in the anal area, the pattern shifting is subject to distortion and partial absence.

Those features are particularly well represented in the specimens of Neptis and Vanessa.

It may safely be concluded, then, that homoeosis occurring on butterfly wings is a very interesting phenomenon whose cause may be traced back to the embryonic period, amalgamating the characteristics of the butterfly wing venation and the peculiarity of the wing bud development in insects undergoing internal wing formation. However, satisfactory interpretation cannot be given in this way to all of the more complicated specimens considered to be homoeotic, and the induction of a generalized rule on butterfly homoeosis will require a more careful study of a greater number of such examples.